第14卷 第1期　　昆虫学报　　Vol. 14, No. 1
1965年1月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　Jan., 1965

短角斑腿蝗（*Catantops brachycerus* Will.）自然羣体中不等双价体的細胞学研究*

周光炎　管　鎮
（复旦大学遗传学研究所）

摘要　在上海附近的佘山，发现短角斑腿蝗自然羣体中的一些个体的第8染色体是不等双价体。该染色体的额外片段比较大，由异染色质组成，并在减数分裂中期I和X染色体一样呈现负异固缩现象。在带有这个额外片段的半合体减数分裂时，发现第一次都是均等分离。这个现象与所观察到的下列事实一致，就是这对异形染色体的着絲点与额外片段之间经常只出现一个交叉点，再一次证明交换与交叉一对一关系和交换先于交叉理论的正确性。有关这个片段的来源，从一些旁证指出有可能来自X染色体。

所分析的530个个体中，100个是半合体，3个是带有这个片段的纯合体，因而得知额外片段在羣体中的频率为10%。统计分析表明这三种遗传型，即正常纯合体、半合体和额外片段纯合体的频率符合 Hardy-Weinberg 公式，而且在连续三个世代之间以及不同季节之间这些频率没有显著的变化。有关额外片段在羣体中的平衡机制，我们认为有可能是选择对半合体有利而使这种染色体维持稳定的多态平衡。

*　*　*

如果一对同源染色体的一方多了一个"额外"的片段，在减数分裂配对时就形成不等双价体（unequal bivalent）。早在1913年，Carothers 在蝗虫中发现了不等双价体的存在，并用这个材料有力地论证了遗传学上的独立分配律（Carothers, 1921）。此后，又有人利用它来阐明交叉的细胞遗传学意义（木原均，1954）。在另一方面，尽管这种特殊的双价体在蝗虫中发现很多（White, 1954），但对不等双价体的羣体研究却迄未见有任何报导，估计可能是由于在一般情况下，不等双价体及其额外片段很小，不利于进行大量的细胞学鉴定的缘故。

我们发现，在上海地区的一种斑腿蝗 *Catantops brachycerus* 羣体中，不等双价体和它所携带的额外片段相当频繁，而且额外片段为异染色质，可以有效地把它与其他常染色体区分开来。这样就容易观察不等双价体在减数分裂中的行为和进行羣体遗传学分析。

一、材料和方法

短角斑腿蝗属于蝗科（Acrididae）中的斑腿蝗亚科（Catantopinae）。材料采自离上海西南約30公里的佘山。仅用雄性成虫。睾丸固定于3:1的醋酸酒精，醋酸洋紅染色（部分材料进行 Feulgen 染色），然后进行压片观察。为了有效地在中期I識別額外片段，染色前用醋酸酒精充分地固定是很必要的。此外，为了有利于长期保存材料，曾采用了 Newcomer 氏液固定（Newcomer, 1953），結果表明材料在室温下可保存得較好，有些在两年后仍能有效地染色并进行压片观察。

二、正常核型与不等双价体的細胞学观察

短角斑腿蝗的染色体数和大多数蝗虫一样，雄性为 $2n = 22 + X$。从有絲分裂中期的染色体图可以看出（图1），所有染色体皆为棒状，因而可以推知它們是近端着絲粒的。

* 本工作承刘祖洞和项维先生指导，并承谈家桢先生审阅文稿，特此致谢。

各染色体的相对长度也可以从有絲分裂中期（图 1)和中期II（图 2) 以及后期II（图 3) 看出来。曾对 14 个中期II的細胞进行了染色体长度的測量(其中 5 个細胞来自正常个体,9 个来自半合体)。根据所得到的結果(表 1)和各染色体在減数分裂早期和中期的特点(图 4 A, B, C, D)，画出了一个簡单的模式核型图(idiogram)(图 4E)。

表 1 短角斑腿蝗中期 II 染色体的平均长度(微米)

染色体 ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ / 測量細胞数)		5（正常体）	9（半合体）
长	1	6.4±0.13	6.6±0.17
	2	5.6±0.13	5.5±0.13
中	3	4.9±0.13	4.9±0.17
	X	4.7±0.05	4.4±0.03
	4	4.5±0.22	4.5±0.07
	5	4.2±0.18	4.2±0.10
	6	4.0±0.18	3.9±0.13
长	7	3.6±0.18	3.6±0.13
短	8	3.1±0.13	3.0±0.10
	8*	——	5.9±0.40
	9	2.8±0.13	2.8±0.13
	10	2.0±0.18	2.0±0.10
点	11	1.5±0.05	1.3±0.07

* 帶有額外片段

从图 4 可以看出，由于各染色体呈連續性的长度变化并同时都是近端着絲粒的，要从长短上把它們进行分組是有困难的。一个大致的划分是，11 对常染色体包括两对长的，5 对中等长的，3 对短的和 1 对近于点状的。X 染色体則属于中等长的一組。在減数分裂双綫期，发现 3 对短的和 1 对点状的染色体只能形成一个交叉(chiasma)，而在其他常染色体大多呈現双交叉(图 4 A, 6)。

值得注意的是在常染色体中有一对，即图 4 中第 9 号，它的絕大部分組成是异染色質。在減数分裂的前期，特别是双綫期，可以清楚地看到它的染色較一般染色体为深（图 4, 5, 6)，但是整个染色反应又与 X 染色体和額外片段上的异染色質有所不同（图 9, 12)。这就是 Carlson (1936) 所謂早固縮染色体 (Megameric chromosome)，或 Darlington (1936) 所謂 P 染色体(precocious chromosome)。

表 1 分析表明，不等双价体属于常染色体的第 8 对。它在減数分裂中的形态特征和行为，可以从下列几方面来叙述：

1. 中期II額外片段长約 3 微米，比最小的两对染色体都长，与 9 号 P 染色体相比也略长一些(表 1 及图 2, 4)。

2. 这一片段为异染色質，醋酸洋紅染色及 Feulgen 反应显示了同样的特性。減数分裂前期染色比常染色質深，表現強烈的正异固縮(图 4C, 6, 7, 10)，但是在中期 I 出現負异固縮，即染色比常染色質还要淡，并且外形显得相当毛糙(图 9，并与图 8 相比較)。在精原細胞分裂中期沒有看到負异固縮反应，因而分辨不出額外片段；同时也注意到，在这种蝗虫里，X 染色体的負异固縮現象在这个时期也不明显(图 1)，不易与常染色体識別。所有这些，表明額外片段与 X 染色体的染色反应相近。

3. 額外片段与 X 染色体在染色反应周史上既然一致，它們在減数分裂前期是否存在联会現象呢？观察表明，两者有时是靠在一起的(图10)，这种图象的頻率是16.0%(4/25)。

4. 不等双价体在着絲点与額外片段之間形成一个交叉(图 6, 7)，額外片段在后期 I 作均等分离(equational division)，也就是进行后減数(图 11)在說明細胞学上所观察到的交叉現象和遺传学上的交换(crossing over)的关系上，不等双交体的行为有力地支持了所謂交叉型学說(Chiasmatype theory) 認为交换与交叉之間不仅是一对一之間的关系而且交叉

是交換的結果，也就是交换发生在出現交叉之前。特别明显的如图 6 所示，4 条染色单体呈現不均衡的十字状，这只能以交换先于交叉的理論来解說；反之，如果交叉先于交换的話，则 4 条染色单体必将呈現均衡的十字状；同时，后减数只能是着絲点与額外片段之間发生一次（或奇数次）交换的結果，这与細胞学上在双綫期只看到一个交叉是相符合的。类似的証明近年来在其他材料里也有所报导(Noda, 1960; Roy & Saran, 1961)。

5. 不等双价体在减数分裂的行为上，沒有任何反常，如丢失和粘着等現象。

必須指出，在整个研究过程中我們发現有 3 个个体，証明是带有額外片段的純合体。这种純合体，就我們所知，直到最近才有过一篇报告(Nur, 1963)。这些片段在减数分裂中的特点和行为与半合体基本相同。在前期，两个額外片段都表現正异固縮，而且通常是互相分开的(图 12, 13)，但有时也靠在一起(图 14)。这种靠攏的頻率在双綫期为 21.9% (7/32)，在浓縮期为 4.5% (1/22)。并且注意到額外片段也与 X 染色体相靠攏(图 12)，其頻率为 17.7%(6/34)。

表 2　短角斑腿蝗自然羣体中对額外片段的三种不同個体在各样本中的頻率分配以及用 Hardy-Weinberg 公式作的平衡估計

样　本	类　别	实际值	理论值	偏　差	$\chi^2_{[1]}$	P	U 頻率
1962 年 4—5 月	正常体 半合体 纯合体	25 4 0	25.14 3.71 0.15	−0.14 +0.29 −0.15	0.17	0.8—0.7	0.07
	合　计	29	29.00				
1962 年 9 月	正常体 半合体 纯合体	73 26 0	74.75 22.57 1.68	−1.75 +3.43 −1.68	2.24	0.2—0.1	0.13
	合　计	99	99.00				
1962 年 12 月	正常体 半合体 纯合体	104 20 1	104.00 20.00 1.00	0 0 0	0.00	1.0	0.09
	合　计	125	125.00				
1963 年 4 月	正常体 半合体 纯合体	87 20 0	88.06 17.98 0.96	−1.06 +2.02 −0.96	1.20	0.3—0.2	0.09
	合　计	107	107.00				
1963 年 9 月	正常体 半合体 纯合体	73 18 1	73.05 17.85 1.10	−0.05 +0.15 −0.10	0.01	>0.9	0.11
	合　计	92	92.00				
1963 年 10 月	正常体 半合体 纯合体	65 12 1	64.58 12.79 0.63	+0.42 −0.79 +0.37	0.28	0.1	0.09
	合　计	78	78.00				
合　计	正常体 半合体 纯合体	427 100 3	429.30 95.40 5.30	−2.30 +4.60 −2.30	1.23	0.3—0.2	0.10
	合　计	530	530.00				

曾經对純合体、半合体和正常体进行外部形态的观察，发現这三种类型外型上沒有显著的差异。

三、不等双价体的羣体分析

羣体分析中各次取样所得个体，除 1963 年 4 月样本中夹有 3—4 只四龄若虫外，其他皆为成虫。用細胞学方法判别一个个体属于三种类型中的那一种时，主要根据減数分裂前期，特别是双綫期和浓縮期的分裂图象来决定，并参照中期 I 和中期 II 图象。表 2 記录了观察結果，并列出了根据 Hardy-Weinberg 公式算出来的額外片段的频率以及三种类型的理論值，和理論值与实际値差异的显著性(按刘祖洞等，1962)。

表 2 分析表明各样本以及总的羣体(合計)的差异不显著，与 Hardy-Weinberg 公式相符合。又 6 个样本的 χ^2 合計仅为 3.90，可見 6 个样本之間无异質性，所以不同年份、不同季节中所采得的样本，其频度变化在統計上是不显著的。

四、討　　論

不等双价体在蝗虫中虽然比較常見，但是关于額外片段的起源却不是很清楚的。

一般认为它来自异染色質的超数染色体(White, 1954)，但是在短角斑腿蝗中看来这种可能性不大。因为在被分析过的 530 个个体中都沒有找到超数染色体。加之在我国的蝗科的几个种中，凡是发現有超数染色体的，其体积也远小于本例中的額外片段。如佛蝗 *Phleaoba infumata* (刘祖洞等，1962)，东亚飞蝗 *Locusta migratoria* (項維，1958)，以及我們看到的云斑車蝗 *Gastrimargus marmoratus*，疣蝗 *Trilophidia annulata*，花胫綠紋蝗 *Aiolopus tamulus* 和蚱蜢 *Acrida* sp. (未发表資料)。而且在上述材料中除了 *A. tamulus* 的超数染色体为异染色質外，其余全是常染色質的。

那末不等双价体是否会起源于X染色体呢? White (1954) 指出，在短鬚蝗虫中任何种类的异染色質如果和X染色体同源，它一定具有和X染色体一样的异固縮周变(reversal of heteropycnosis, White, 1940)的特性，这就是說，它們应該和X染色体一样在精原細胞分裂前期以及中期 I 有負异固縮現象。在这里，額外片段在中期 I 显示了这一特性(图 9)，这說明它有可能起源于X染色体。

如果額外片段确来自X染色体，必須对下述两个問題作出解释：第一，为什么带有額外片段的个体不表現間性現象? 第二，为什么在前期額外片段和X染色体之間的联会频率只有 17% 左右?

对第一个問題，可能是額外片段来自X染色体上的某一部分，这一部分与性别决定的关系較少，这和对某些超数染色体的起源所設想的情况相似(Rothfels, 1950)。或是已有一个X染色体存在时，額外片段就处于一种不活动状态，不产生什么显見的效应，即相当于一个不活动的X染色体。因为在雌性的哺乳动物或人的上皮細胞的細胞核里，以及白血球細胞核里分别找到有所謂性染色質(sex chromatin)和"鼓槌"(drumstick)之后，发現它們的数目总是比X染色体少一个，而且在雌体中还发現某些突变性状常常以鑲嵌的形式表現出来(参見 McKusick, 1962)。这些現象被认为是由于不同細胞中分别只有一个X染色体起作用的結果，而其余的X染色体除了构成上述可見的异固縮块之外，在遺传上是不

活动的(Lyon, 1961)。

第二个問題可能的回答是，当額外片段接到常染色体上之后，在常染色質的作用和影响下(包括机械拉力)，結果使得它和X染色体在大多数細胞中从双綫期之后相互分开。純合体中两个同源的額外片段的行为，以及多倍体細胞中X染色体的行为也支持了这种看法。在純合体中，两个額外片段的配对頻率在粗綫期、双綫期和浓縮期分別为 100%，21.9% 和 4.5%，說明原来配对的額外片段在常染色質部分相互分开和收縮的影响下，只有在少数細胞中持續配对状态(图 14)；与此相反，多倍体細胞中的X染色体，由于不受到常染色質的影响，它們之間的配对一般都可以持續到浓縮期，甚至浓縮期末(图 15)。

用 Hardy-Weinberg 公式来分析自然羣体中的染色体多态时，假設三种类型的个体之間随机交配，它們有相同的生活力。表 2 計算結果表明，理論值和实际值相符合。这似乎說明符合上述假定，說明三者生活力相等，說明选择对額外片段沒有作用，因而它在选择效果上是中性的。事实上，在进化过程中眞正的选择中性是不存在的，因为很难設想在多变的环境中，三种基因型永远有着同样的适应值。进一步說，如果額外片段是选择中性的，这就产生了这样一个問題：为什么这片段出現之后，会由于自然选择的作用而上升到一定的頻率(这里是 10%)，并相对稳定地逐代維持平衡呢？可能的解释是，它們并不是选择中性的，而是选择对杂合体有利。这样，在不相等染色体出現之后，一方面由于杂合体(卽半合体)在选择上有利，代表額外片段的基因頻率 q 逐漸上升；另一方面，由于带有两个額外片段的純合体适应性較差，又会影响 q 趋向降低，两个相反作用的結果，就有可能使多态終于达到动态平衡。

关于选择对杂合体是否有利，表 2 資料显示了这种趋势。在 6 次取样中，4 个样本(1962 年 4 月和 9 月，1963 年 4 月和 9 月)以及总和都显示出观察値略高于理論值，而 1962 年 12 月的样本两数値相等。χ^2 測驗差异不显著，可能是因为异染色質不能和常染色質相比，一般对个体生活力和生育力影响要小，在样本数不是足够大时，运用統計方法还不足以检出它的作用。

参　考　文　献

刘祖洞、项　维、王泰湇 1962 僧帽佛蝗 (*Phleaoba infumata*) 的额外染色体的羣体研究。实验生物学报 **7**: 398—405。

项　维 1958 飞蝗杂种 *Locusta migratoria migratoria* L. × *Locusta migratoria manilensis* Meyen 的细胞学研究。动物学报 **10**:53—9。

木原均 1954 细胞遗传学 (第一卷)。杜竹铭译 1959 科学出版社。

Carlson, J. E. 1936 The intergeneric homology of an atypical euchromosome in several closely related Acrididea (order Orthoptera). *J. Morph.* **59**:123—61.

Carothers, E. E. 1921 Genetical behavior of heteromorphic homologous chromosomes of *Cirotottix* (Orthoptera). *J. Morph.* **35**:457—83.

Darlington, C. D. 1936 Crossing-over and its mechanical relationship in *Chothippus* and *Stauroderus*. *J. Genet.* **33**:465—506.

Lyon, M. F. 1961 Gene action in the X-chromosome of Mouse (*Mus musculus* L.) *Nature* **190**:372—3.

McKusick, V. A. 1962 On the X chromosome of man. *Quart. Rev. Biol.* **37**:69—175.

Newcomer, E. H. 1953 A new cytological and histological fixing fluid. *Science* **118**:61.

Noda, S. 1960 Chiasma studies in structural hybrids. II Reciprocal translocation in *Lilium maximowiczii*. *Cytologia* **25**:456—69.

Nur, U. 1963 A mitotically unstable supernumerary chromosome with an accumulation in a grasshopper.

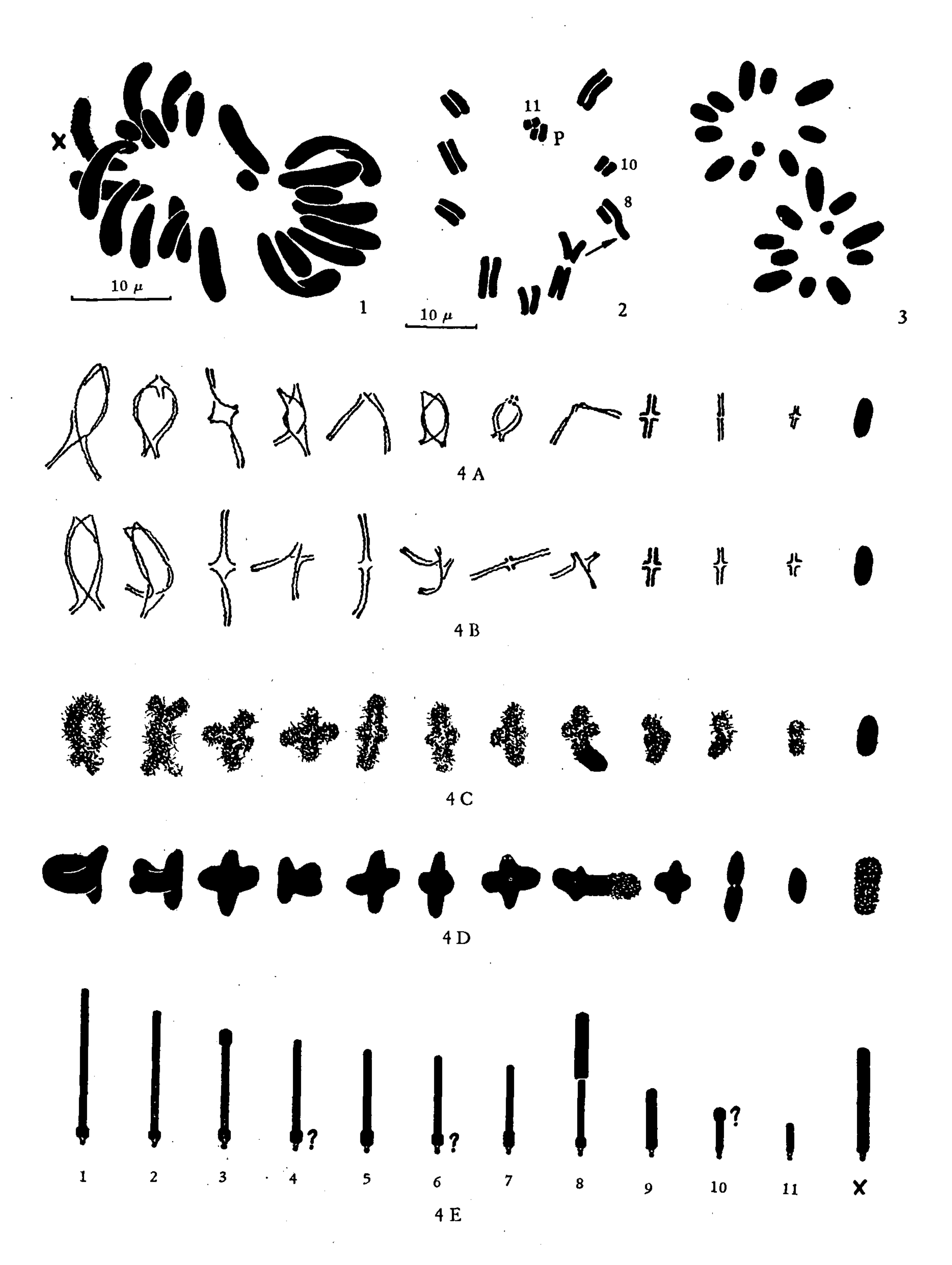
Chromosoma (Berl.) **14**:407—22.
Rothfels, K. H. 1960 Chromosome complement, polyploidy and supernumeraries in *Neopodismopsis abdominalis* (Acrididea). *J. Morph.* **97**:387.
Roy, R. P. and J. Saran 1961 Chiasma formation in a heteromorphic bivalent in *Belamcanda chinensis* Leman. *Cytologia* **26**:176—81.
White, M. J. D. 1940 The heteropycnosis of sex chromosome and its interpretation in terms of spiral structure. *J. Genet.* **40**:67—82.
White, M. J. D. 1954 Animal Cytology and Evolution. 2nd ed. Cambrige Univ. Press, London.

CYTOLOGICAL STUDIES OF AN UNEQUAL BIVALENT IN A NATURAL POPULATION OF THE GRASS-HOPPER, *CATANTOPS BRACHYCERUS* WILL.

CHOU KUANG-YEN AND KUAN CHUEN
(Institute of Genetics, Futan University, Shanghai)

It was demonstrated cytologically that in a natural population of the grasshopper, *Catantops brachycerus,* located at Sheh Hills in the vicinity of Shanghai, some individuals were found to carry an extra chromosome fragment in addition to the normal complement of 11 pairs of autosomes and an X chromosome in case of males. This extra fragment, being borne at the distal end of the large arm of the autosome No. 8 with no visible loss on the part of the latter, is composed exclusively of heterochromatin, which shows negative heteropycnosis at M_I similar in behavior to that of the X-chromosome. This finding, together with other circumstantial evidence seems to indicate that this extra fragment probably found its origin from the X-chromosome. A close examination of the behavior of the unequal bivalent during the spermatogenesis of the hemizygotes has revealed further two points of interest, one is the existance of a single chiasma between the centromere region and the point of the attachment of the extra fragment in the diplotene stage and the other is the appearance of equational segregation of the unequal bivalent in the first anaphase (A_I). These two facts taken together bear strong evidence in support of one plane theory of crossing-over and of one chiasma and one crossing-over relationship theory as well.

Of 530 male insects collected and examined from the population, 100 were found to be hemizygous and 3 homozygous for the extra fragment. This amounts to a total frequency of 10% for this fragment in the population. Statistical analysis of the data for the 3 different genotypes, homozygous normal, hemizygous and homozygous for the extra fragment shows that not only the total respective frequencies obtained for the 3 classes are in close conformity with the values expected on the basis of the Hardy-Weinberg formula, but also the variation in 3 successive generations and in different seasons does not significantly deviate from each other, giving a strong indication that the frequency of the extra fragment has already reached a state of dynamic equilibrium in the population. As to the mechanism of how equilibrium of this chromosomal polymorphism is maintained in the population, it remains to be an open question, though there is an indication of the favorable selection for the hemizygotes.


X
10 μ
1
11
P
10
8
10 μ
2
3
4 A
4 B
4 C
4 D
?
?
?
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
X
4 E

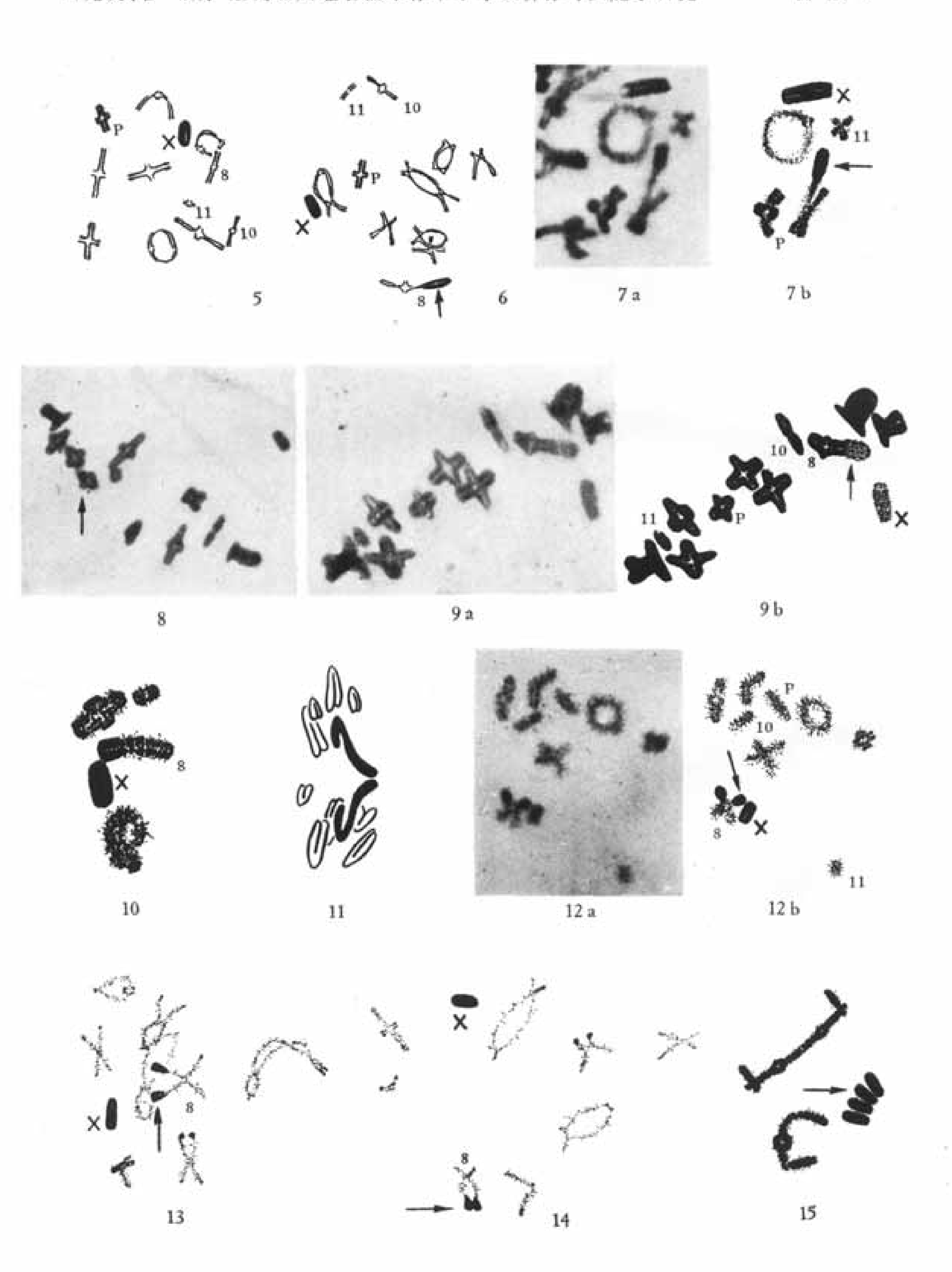

P
X
8
11
10
5
11
10
P
X
8
6
7a
X
11
P
7b
8
10
8
11
P
X
9a
9b
8
X
10
11
P
10
8
X
11
12a
12b
X
8
13
X
8
14
15

图 版 說 明

图 版 I

1 半合体精原细胞分裂中期染色体图(极面观)，$2n = 22 + X$。

2 半合体中期 II 的染色体图(极面观)。箭头指额外片段(下同)。

3 正常个体后期 II 的染色体图(极面观)。两套染色体数目相同，$n=11$, X 染色体不在。

4 短角斑腿蝗各染色体的形态特点及模式核型图。

A, B：两个正常个体在双线期的染色体图，表明同一染色体在不同细胞(个体)中交叉结构的变化。

C：半合体浓缩期的染色体图，X染色体和额外片段表现正异固缩。

D：半合体中期 I 的染色体图(侧面观)，X染色体和额外片段表现负异固缩（本图与图 10 为同一图象)。

E：模式核型图。细线代表常染色质，粗线代表异染色质，空心小圈则代表着絲点。第 8 染色体上端一段异染色质表示额外片段。

图 版 II

5 正常个体双线期染色体图，P染色体染色反应介于X染色体和一般的常染色体之间。

6 与图 5 同时期之半合体的染色体，额外片段染色反应和X染色体相同。

7a 半合体双线期的一部分染色体(照象)。

7b 按照象描出的图。

8 正常个体中期 I 染色体图(侧面观)。箭头指第 8 染色体。

9a 半合体中期 I 染色体图(侧面观)，额外片段与X染色体表现负固缩，但 P 染色体无此反应（照象)。

9b 按照象描出的图。

10 半合体浓缩期的部分染色体，额外片段和X染色体靠在一起。

11 半合体后期 I 部分染色体(侧面观)，不等双价体(用黑色表示)作均等分离。

12a 带有额外片段纯合体的浓缩期(部分染色体)。额外片段之一与X染色体靠在一起(照象)。

12b 按照象描出的图。

13，14 与图 12 同一个体的双线期的部分染色体，两个额外片段分开（图 13）或相互靠拢（图 14)。

15 一个八倍体细胞浓缩期末的部分染色体，箭头指四个X染色体配对。